Les Huitres et le Calcaire

I. Formation et structure des « chambres crayeuses ». Introduction a la révision du genre *PYCNODONTA* F. de W.

par Gilbert Ranson.

1° *Les diverses couches de la coquille des huîtres. Le problème du calcaire chez les huîtres.*

La structure de la coquille des huîtres est connue depuis fort longtemps ; de nombreux auteurs l'ont étudiée aussi bien sur les huîtres vivantes que sur les fossiles. On sait qu'elle est assez particulière. En effet, le test des Lamellibranches en général, est formé d'une couche externe, prismatique et d'une couche interne lamelleuse, feuilletée. La première est recouverte d'une cuticule épidermique non calcifiée, très sclérifiée, brune, appelée périostracum. Une coquille comprend donc généralement trois couches distinctes : nacrée ou perlière, prismatique et épidermique.

Le périostracum prend naissance dans un sillon du bord du manteau, se recourbe au bord de la coquille et enveloppe celle-ci. De cette façon, la face externe du manteau, appliquée sur la face interne de la coquille, est toujours complètement à l'abri du milieu extérieur. Les couches prismatiques et nacrées prennent donc leur aspect définitif dans des conditions tout à fait spéciales, en dehors du milieu intérieur et en dehors de toute action directe du milieu extérieur. La plupart des auteurs ont toujours déclaré qu'il n'y avait pas de périostracum chez l'huître. Cependant Kœnigsborn en 1877, affirme qu'il en existe un et Leenhardt, en 1926, le retrouve. Ce dernier affirme qu'il existe un périostracum chez l'huître comme chez les autres Lamellibranches. En réalité, on trouve bien effectivement une membrane prenant naissance dans le sillon du bourrelet marginal du manteau, exactement comme le périostracum, mais elle ne subit pas la même transformation ; elle ne devient pas une formation sclérifiée, indépendante, enveloppant la coquille. Il y a donc chez tous les Lamellibranches, y compris les huîtres, une membrane « pré-périostracale », si je puis dire. Mais chez les huîtres elle ne se transforme pas en périostracum. Nous allons voir ce qu'elle y devient.

Les mouvements d'oscillation des bords du manteau présentent,

chez les huîtres, une grande amplitude car le manteau est très contractile contrairement à celui des autres Lamellibranches. Lorsqu'il se rétracte à l'intérieur des valves, il entraîne avec lui la membrane dont il est question ci-dessus ; celle-ci ne se rompt pas, car elle est relativement élastique, si la rétraction n'est pas trop forte. Dans le cas contraire, elle est rompue. Mais immédiatement, le bord du manteau, continuant à sécréter de la nouvelle membrane, la soude sur la face interne de la coquille à l'endroit où il s'est immobilisé. Ainsi, la cavité virtuelle entre le manteau et la coquille se trouve immédiatement fermée. Puis, dès que les conditions sont propices, le bord du manteau active sa sécrétion, s'étale extérieurement, enveloppé par la membrane. A l'instant où cette dernière se recourbe au bord du manteau pour venir le recouvrir extérieurement, la zone marginale externe du bourrelet palléal qu'elle recouvre tout de suite, sécrète sur sa face interne les éléments qui vont former la couche prismatique, suivant un processus sur lequel je ne peux m'étendre ici. Mais, alors que chez les autres Lamellibranches la lame périostracale sclérifiée durcit et s'individualise, chez l'huître elle reste molle et se soude complètement avec la couche prismatique dont elle est indistincte par la suite. Cette croissance s'effectuant assez rapidement va être de courte durée ; bientôt le manteau se rétracte, brisant la membrane pour, d'un nonveau point de départ interne, en étaler une autre suivant un angle plus ou moins grand avec la précédente selon les conditions du milieu. Le tissu prismatique sécrété pendant ce court espace de temps sera donc peu abondant, car sa formation cesse dès que le manteau est rétracté ; la couche prismatique a environ 1 à 2 dixièmes de mm. d'épaisseur ; elle constitue les écailles brunes recouvrant la valve supérieure de l'huître. C'est elle qui supporte le pigment violacé disposé en bandes s'élargissant vers le bord de la coquille chez *Gryphæa angulata.* Ces écailles sont souvent absentes car elles sont facilement détruites par divers agents du milieu extérieur. Minces et peu calcifiées elles sont assez élastiques ; elles se poursuivent intérieurement dans la coquille, par les lamelles de la couche interne. La valve inférieure n'a pas de tissu prismatique ; c'est immédiatement du tissu lamelleux subnacré qui se soude à la membrane marginale. La valve inférieure de l'huître est donc entièrement et uniquement constituée par du tissu lamelleux subnacré.

J'ai pu suivre sous le microscope binoculaire, avec un fort grossissement, l'objectif plongeant dans l'eau, la sécrétion par le bord du manteau, de la membrane marginale en question et l'apparition des premiers éléments de la couche prismatique avec le début de la formation de cette dernière. J'y reviendrai dans la seconde partie de cette étude.

Dans les deux valves de l'huître ce sont donc les couches lamel-

leuses internes qui prédominent formant la couche subnacrée. On ne peut pas parler, pour les huîtres, de couche nacrée car la nacre, on le sait, est constituée par de l'aragonite ; le test des huîtres contient uniquement de la calcite.

Il existe dans la coquille de l'huître une autre formation très importante, quelquefois absente, mais souvent très développée ; c'est la couche blanche, d'aspect crayeux. Chaque couche plus ou moins épaisse se trouve interposée entre deux lamelles de substance subnacrée. L'espace compris entre deux lamelles de cette dernière est parfois vide ; c'est pourquoi on lui a donné le nom de « chambre ». C'est la raison pour laquelle, par généralisation on parle de « chambres crayeuses » pour désigner ces couches blanches. Cette dénomination laisse supposer qu'il s'agit d'espaces remplis secondairement par la substance crayeuse, ce qui n'est pas exact. On a seulement cette impression parce que la couche blanche est plus épaisse que la lamelle subnacrée sur laquelle elle repose ou qui la recouvre. Mais lorsqu'on assiste à la naissance de la couche crayeuse, comme nous le verrons plus loin, on s'aperçoit nettement qu'il n'y a pas de « chambre », mais sécrétion progressive d'une masse calcaire blanche qui s'épaissit et qui, à un moment donné, est recouverte par une lamelle de conchyoline.

On connaît depuis longtemps la région exacte du manteau sécrétant chaque partie du test de l'huître. Mais on connaît bien moins les conditions de l'absorption et de la sécrétion du calcaire par ce Mollusque. Le problème du rapport de la matière organique au calcaire lors de la formation des divers éléments de la coquille est, lui-même, bien loin d'être résolu. C'est sur ces deux questions que mes recherches ont porté depuis quelques années. C'est le résultat de mes observations et expériences que je vais exposer successivement sous le titre général de la présente note.

2° *Les conditions de la formation des couches blanches, crayeuses.*

Dès 1838, Gray signalait très nettement la matière crayeuse blanche, opaque, souvent interposée entre les lamelles de l'huître commune. En 1839, Laurent parle de « chambres remplies d'eau putride » et de « chambres remplies de substance crétacée fibreuse ». En 1847, Carpenter signale bien des couches de particules calcaires, d'aspect crayeux, mais il ne les considère pas comme faisant partie de la propre structure de la coquille ; d'après lui, les particules de carbonate de chaux, dont elles sont formées, ne sont pas reliées par un substratum organique. En 1857, Schlossberger étudiant la composition chimique des coquilles de Mollusques, donne le résultat de l'analyse de coquilles d'huîtres, pour chaque couche. Il signale la substance crayeuse et lui trouve 88,59 % de Co^3Ca,4,70 % de substance organique et 6,71 % d'autres sels. Elle contient donc

bien de la matière organique comme les autres couches, contrairement à ce que pensait Carpenter, mais on ne sait pas sous quelle forme. G. Rose, en 1858, a observé les « chambres crayeuses » et les décrit comme masses, blanches comme neige et terreuses ; sous le microscope il y voit des grains et des petits bâtonnets de forme toujours irrégulière ; il pense que le terme de couche crayeuse n'est pas justifiable car cette couche n'a de commun avec la craie que l'aspect terreux, mais pas du tout la structure, ce qui est tout à fait exact. Cependant cette expression comprise dans le sens de couche d'aspect crayeux peut continuer à être employée.

Plus récemment H. Douvillé (1907 et 1936), puis Bøggild (1930) ont traité de la structure minéralogique de ces couches. Pour le dernier, elles apparaissent formées de feuilles verticales très fines qui, en section parallèle à la surface de la coquille, sont orientées dans toutes les directions possibles. D'après Douvillé (1936) la couche blanche serait formée, comme les autres couches, de fines lamelles, mais dressées et à structure entrecroisée.

Southern, en 1916, a étudié les conditions de la formation des « chambres » chez les Huîtres : des « chambres à eau » et des « chambres crayeuses ». Il relie leur formation au fonctionnement de la glande génitale. Après la ponte, la cavité gonadiale intervalvaire est trop grande pour la masse viscérale amaigrie de l'animal. La formation de « chambres à eau » aurait pour fonction de réduire rapidement, en dimensions, cette cavité. Cependant je dois noter que la plupart des huîtres n'ont pas de « chambres à eau » ; leurs gonades fonctionnent pourtant exactement de la même façon. Quant aux chambres crayeuses, elles seraient formées en hiver et au printemps quand la cavité gonadiale doit rapidement s'accroître par suite de l'épaississement de la glande génitale. On ne voit pas bien comment l'épaisissement seul des valves peut accroître la cavité intervalvaire. Les vieilles huîtres qui ne croissent plus en longueur mais seulement en épaisseur ont leur cavité intervalvaire réduite à la plus simple expression et l'animal est en général très maigre ; leur glande génitale ne fonctionne plus depuis bien longtemps ou tout au plus d'une manière très faible. Lorsque l'on veut expliquer un phénomène par ses conséquences, on arrive bien rarement à la solution exacte car on ne peut pas expliquer l'antécédent par le conséquent. En effet, dans la nature, les faits s'enchaînent de telle façon que l'un (l'antécédent) détermine le suivant (le conséquent) et si l'on veut comprendre un phénomène, la pensée doit suivre le déroulement logique des faits et non pas raisonner à l'envers.

En 1926, Leenhardt parle de régions blanches où la matière organique est peu abondante. Il pense qu'il s'agit de zones creuses de la coquille où l'animal dépose plus de calcaire que de matière organique. D'après lui, le processus de leur remplissage est le sui-

vant : le manteau étant en mauvais contact avec ces parties de la coquille y dépose difficilement des lamelles organiques qui dès lors ne se forment plus. Au contraire, le mucus calcigène s'amasse dans ces excavations et y dépose le calcaire qu'il contient. Cette hypothèse est très intéressante et à retenir. En effet, nous aurions ici la dissociation accidentelle des deux temps de la sécrétion de la coquille : sécrétion d'une membrane de conchyoline par les plateaux des cellules et sécrétion de mucus chargé de calcaire rejeté par les cellules muqueuses caliciformes de l'épithélium palléal, ce mucus calcaire se combinant secondairement avec la membrane de conchyoline où le calcaire cristallise.

C'est surtout J. H. ORTON et C. AMIRTHALINGAN qui, par leur travail de 1926, ont apporté la contribution la plus importante et la plus intéressante à la connaissance du mode de répartition et de formation des dépôts crayeux de la coquille d'huître et de leur structure. Il s'est adressé à *Ostrea edulis* L. et *Gryphæa angulata* Lmk. Toutes les observations antérieures de J. H. ORTON, faites dans la nature, sur le métabolisme du calcaire chez les huîtres et autres animaux marins, en relation avec les variations des conditions naturelles du milieu où ils vivent, sont extrêmement précieuses.

D'après les auteurs, le dépôt crayeux chez *O. edulis* est fréquent et abondant au niveau de la chambre exhalente surtout. Il s'y trouve sur les deux valves ; il est plus faible à la valve droite, supérieure, plate, qu'à la valve inférieure gauche, concave. Des centres crayeux moins importants se trouvent en divers endroits du bord de la coquille, mais surtout de la valve inférieure. Chez *G. angulata*, disent les auteurs, le dépôt de matière crayeuse à la face interne de la coquille est beaucoup plus fréquent et abondant que chez la précédente ; sa disposition est beaucoup plus irrégulière ; les dépôts crayeux comme chez la jeune *O. edulis* semblent toujours remplir des creux, des crevasses ou autres espaces. La cavité de l'umbo quelquefois profonde est cependant souvent remplie d'une épaisse couche de matière crayeuse. Des coquilles percées et replacées en mer présentent un fort dépôt de matière crayeuse dans quelques cas autour de la région percée ; ceci n'a jamais lieu chez *O. edulis.*

Pour les auteurs, la fonction de ces dépôts est de remplir rapidement les dépressions sous le manteau, de réduire très rapidement l'espace palléal. La vitesse de sécrétion de la substance nacrée est beaucoup plus lente que celle de cette substance crayeuse. C'est l'absence de contact entre le manteau et la coquille qui serait le stimulus provoquant de tels dépôts. La localisation d'un dépôt crayeux au niveau de la chambre exhalente, chez *O. edulis,* s'explique par le décollement fréquent du manteau à ce niveau par suite du courant d'eau s'y produisant. Il y aurait ainsi stimulus constant à la sécrétion de matière crayeuse.

Enfin, les auteurs, dans un chapitre sur la nature du dépôt crayeux, signalent qu'il est très mou, se réduisant facilement en poudre et, quoique apparemment amorphe à l'œil nu, il a une structure microcristalline si on l'examine au microscope polarisant. Ils attirent l'attention sur le fait que la structure de cette matière crayeuse leur paraît particulière. Ils émettent l'hypothèse d'une excrétion leucocytaire ; ce serait le leucocyte large de type granulaire qui donnerait la matière crayeuse.

Dans la note suivante je donnerai le résultat de mes observations et expériences personnelles sur ce sujet.

(A suivre.)

Laboratoire de Malacologie du Muséum.